

Dominansförhållandena vid korsningar av melanistiska och typiska former av *Biston betularius* och *Odontopera bidentata* från England och Finland

KAURI MIKKOLA

Mikkola, K. 1979: Dominansförhållandena vid korsningar av melanistiska och typiska former av *Biston betularius* och *Odontopera bidentata* från England och Finland. [Dominance relations in English-Finnish crosses of melanic and typical moths of *Biston betularius* and *Odontopera bidentata* (Lep., Geometridae).] – Ent. Tidskr. 100:203–205. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

Melanic moths from the Liverpool area of *Biston betularius* (L.) and *Odontopera* (= *Gonodontis*) *bidentata* (Cl.) were crossed with Finnish typicals for five generations. In neither case could the dominance be broken down as no sharp border existed between heterozygous and homozygous moths. The nature of dominance is discussed in the light of the present results.

K. Mikkola, Dept. of Zoology, University of Helsinki, P. Rautatiekatu 13, SF-00100 Helsinki 10, Finland.

Inledning

Det finns inte många fenomen i biologin, som så länge varit så omstridda som dominansens karaktär. Det har förflutit ungefär ett halvt sekel sedan Fisher (1928), Wright (1934) och Haldane (1939) framförde sina välkända hypoteser, och också andra tankegångar har förekommit. Enligt Fisher finns det i genomet vissa evolverade modifieratorgener, som åstadkommer att en gen kommer till uttryck i samma grad i heterozygot som i homozygot tillstånd. Av samma åsikt har relativt nyligen bl.a. Sheppard & Ford (1966) samt Kettlewell (1973) varit. Wright och Haldane däremot anser att det är själva genen i sin muterade form, som är ansvarig för dominansen.

I nästan alla undersökta fall av den så kallade industrimelanismen har den mörka färgen varit kontrollerad av ett enkelt allelpar och allelen för mörk färg har varit helt dominant. Detta är överraskande, eftersom sådana former plötsligt brukar dyka upp i ett visst område, av allt att döma genom mutation.

Den nyss avlidne berömda melanismforskaren Bernard Kettlewell (1973) gjorde sina bekanta korsningar av den svarta formen *carbonarius* av europeisk björkmätare, *Biston betularius*, med den kanadensiska underarten *B. b. cognatarius*. Det finns ingen svart form av *cognatarius* i Kanada men väl längre söderut. Efter några års återkorsningar med den ljusa formen försvann dominansen och alla möjliga mellanformer dök

upp. När en sådan mellanform korsades med en brittisk ljus fjäril, återkom dominansen. Detta tolkade Kettlewell så att den brittiska populationen har evolverat modifieratorgener för dominansen av *carbonarius* medan den kanadensiska populationen saknar sådana.

Då Finland ligger i Europa nästan så långt från de stora industriområdena som möjligt och då *carbonarius*-formen inte förekommer i Finland, var det angeläget att repetera Kettlewells försök med finska fjärilar. Samma slags korsningar gjordes med mätaren *Odontopera* (= *Gonodontis*) *bidentata*.

Material

I 1974 fick jag från Liverpool-trakten (Meols) en *B. betularius* f. *carbonarius*-stam av Sir Cyril Clarke och den avlidne prof. P. M. Sheppard samt en *O. bidentata* f. *nigra*-stam av dr. J. A. Bishop, vilket omnämns med tacksamhet. Dessa båda melanistiska former korsades med ljusa finska fjärilar 1974 och därefter har mörka honor hela tiden korsats med ljusa hanar. I början och i slutet av försöket gjordes också mörk × mörk-korsningar för att kontrollera om de heterozygota fjärilarna kan skiljas från de homozygota.

I 1977 fångade jag i sydvästra Finland (Ekenäs) av en slump en hane av en sällsynt melanistisk form av *O. bidentata*, som särskilt på vingundersidorna är ljusare än f. *nigra* och av vilken

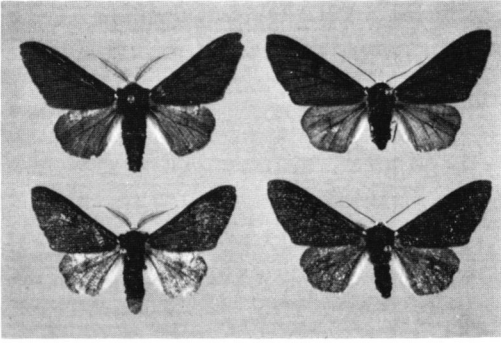


Fig. 1. *Biston betularius* f. *carbonarius*: ovan ett extremt mörkt (antagligen homozygot) och nedan ett extremt ljus (antagligen heterozygot) par valda från avkomman av en *carbonarius* $F_4 \times$ *carbonarius* F_4 -korsning. Det finska genomets andel är hos alla exemplar ca. 94%; mellan extremerna fanns alla möjliga mellanformer.

Biston betularius f. *carbonarius*: an extremely dark (top; supposedly homozygous moths) and an extremely light (below; supposedly heterozygous moths) pair chosen from the offspring of a *carbonarius* $F_4 \times$ *carbonarius* F_4 cross. The proportion of gens of Finnish origin is in all moths about 94 per cent; most moths were intermediate between these extremes. Photo: K. Mikkola.

ca. 20 ex. är kända från Finland, den första från 1954. Från 1971 finns 1 och från 79 2 ex. av f. *nigra*. Det mörka ex. som jag fann korsades med den ljusa huvudformen.

Resultat

De mörka hybriderna hade 1975 hälften kvar av det engelska genomets andel efter fyra års återkorsningar, dvs i F_5 -generationen, hade det engelska genomets andel sjunkit till 3,1 procent, däri den gen som kontrollerar den mörka färgen.

Hos ingendera arten kunde en nämnvärd blekning observeras. De mörka *B. betularius* hade bara en aning mer vita fjäll på vingarna och harnarnas bakvingar var på framkanten relativt ljusa. Hos *O. bidentata* hade hybriderna kanske en aning mera brunt mitt på framvingarna och utkanterna av vingarnas undersida hade möjligen blivit litet ljusare än hos P-generationen. Även om mörk $F_4 \times$ mörk F_4 -korsningar hos båda arterna gav en del mörkare fjärilar än förut (antagligen homozygota, Fig. 1), kunde ingen skarp

gräns dras mellan fjärilar med enkel eller dubbel dos av den mörka allelen.

Den finska melanistiska formen (av *O. bidentata*) visade sig vara kontrollerad av ett enkelt allelpar och den mörka allelen är dominant som hos f. *nigra* men med klart lägre expressivitet (även hos homozygota ex. är bl a vingundersidorna prickade i stället för enfärgat mörka).

Diskussion

För ingendera arten kan man vänta sig att den finska populationen skulle ha likadana modifieringener som den engelska, men ändå kunde dominansen inte brytas. Hos *B. betularius* skulle man ha väntat, att hybriderna så småningom skulle ha sett ut som f. *carbonarius* i England på 1800-talet, dvs. med ljusare band på framvingarna (Kettlewell 1973). Hos *O. bidentata* kommer jag ännu medels ytterligare korsningar att klargöra om f. *nigra* och den finska melanistiska formen, som inte tycks förekomma i England, är allelomorfa, alltså om generna ligger i samma locus. Detta är dock troligt, och då frågar man sig, varför de (hypotetiska) finska modifieringener skulle ge en så stark expressivitet åt den engelska genen men inte åt den finska. Är den finska formen kanske en skild allelomorf, som bl.a. *insularius*-formen hos *B. betularius*, eller råder det i Finland hos arten en liknande situation som i England någon gång på 1800-talet?

Särskilt hos *B. betularius* kommer man alltså till det resultatet, att det inte är fråga om modifieringener utan om en evolution av den gen som bestämmer färgen; den har i England blivit ersatt av mer och mer effektiva allelomorfer (dock kan man inte utesluta möjligheten, att modifieringener skulle ligga i samma locus som huvudgenen).

Mot denna bakgrund kan man antaga, att genen för *carbonarius*-formen har betett sig annorlunda i det kanadensiska genomets, därför att *B. betularius* ssp. *cognataris* är på väg att bli en egen art. Detta ser man bl.a. däri, att det hos hybrider sällsynt förekommer abnormaliteter i könsbestämningen (Kettlewell 1973). Det är ju möjligt, att den melanistiska formen *swettarius* från U.S.A. skulle bibehålla sin dominans om den överflyttades till det kanadensiska genomets.

Resultaten utgör alltså en kompromiss mellan de två alternativa hypoteserna: de stöder uppfattningen om evolution men de ger inte stöd för antagandet om modifieringeners funktion.

Dock kan man inte förneka den genetiska bakgrundens inverkan på dominansen av mimetiska former hos *Papilio dardanus* (Brown) (Clarke & Sheppard 1960), och urvalförsök med *Abraxas grossulariata* (L.) (Ford 1940) pekar i samma riktning. Det förefaller som om olika mekanismer för dominansens uppkomst kunde förekomma.

Litteratur

Clarke, C. A. & Sheppard, P. M. 1960. The evolution of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus*. – *Heredity* 14:163–173.

Fisher, R. A. 1928. The possible modification of the response of the wild type to recurrent mutations. – *Amer. Nat.* 62:115–126.

Ford, E. B. 1940. Genetic research in the Lepidoptera. – *Ann. Eugen., Lond.* 10:227–252.

Haldane, J. B. S. 1939. The theory of the evolution of dominance. – *J. Genet.* 37:365–374.

Kettlewell, B. 1973. The evolution of melanism. Oxford (Clarendon Press).

Sheppard, P. M. & Ford, E. B. 1966. Natural selection and the evolution of dominance. – *Heredity* 21:139–147.

Wright, Sewall 1934. Physiological and evolutionary theories of dominance. – *An. Naturalist* 68:25–53.

Varför varierar humlorna så mycket i färgen? – Några synpunkter

ANTTI PEKKARINEN

Pekkarinen, A.: Varför varierar humlorna så mycket i färgen? – Några synpunkter. [Some points of view on the extensive colour variation in bumblebees (Hym., Apidae).] – *Ent. Tidskr.* 100:205–206. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

Monomorphic melanic bumblebees in Fennoscandia are either mountain or tundra species, or southern presumably thermophilous species. The thermal effect (absorptivity) of dark colours during insolation can be assumed to be the main factor maintaining melanism in these bumblebees. The melanic populations of polymorphic species are restricted to the Scandinavian mountain area or to southern Scandinavia. Frequencies of melanic forms of *Bombus hortorum* in southern Scandinavia correlate positively with the mean number of cool days (5–12°C) in the spring and the melanism may be significant for hibernated queens during the long cool and sunny spring. Males are in many species more variable in colour than females. The selective value of colour variation may be slight for males, since selective pressure is presumably less severe in them than in the females in consequence of the simple role of the males in a colony.

A. Pekkarinen, Department of Zoology, University of Helsinki, P. Rautatiek. 13, SF-00100 Helsinki 10, Finland.

Trots att färgvariationen hos humlor är mycket omfattande och mångformig kan man antaga att det existerar något samband mellan humlornas färgvariation, levnadsvanor och miljö. Färgen hos några arter kan variera från nästan enfärgat ljus till svart och det är uppenbart, att så här drastiska skillnader inte kan vara adaptivt neutrala.

Det förekommer 26 bofasta humle-arter i Fennoskandien, av vilka sju arter (honorna, ibland också hanarna) är monomorft tämligen svarta och tydlig polymorf melanism förekommer hos fyra eller fem arter. Monomorft svarta arter är i Fennoskandien arktisk-alpina (*Bombus alpinus*

och *B. polaris*), boreoalpina (*B. wurflenii*) eller sydliga (*B. cullumanus*, *B. lapidarius*, *B. rudericus* och *B. subterraneus*) och ingen av de svarta arterna förekommer från söder till norr i Fennoskandien. Polymorft melanistiska former förekommer antingen i Skandinavien fjällområde (*B. lapponicus* och *B. balteatus*) eller i Skandinavien sydliga delar (*B. hortorum* och *B. sylvarum*) (Løken 1973).

Alla egentliga tundra-arter är svarta, utom *B. hyperboreus*, som är en regelbunden boparasit hos andra arter (cf. Løken 1977). Man har antagit, att den arktiska melanismen är en sk termal melanism, eftersom den svarta färgens värme-